

УДК 574.22: 591.524

**ДИНАМИКА ИЗБИРАЕМЫХ И ЛЕТАЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУР
МОЛОДИ РЕЧНОГО ОКУНЯ PERCA FLUVIATILIS L.
В ТЕЧЕНИЕ ПЕРВОГО МЕСЯЦА ЖИЗНИ**

Смирнов А.К., Смирнова Е.С.

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок Ярославской обл.,
e-mail: smirnov@ibiw.yaroslavl.ru*

В экспериментальных условиях, изучена динамика верхних летальных и избираемых температур молоди окуня в течение первого месяца жизни. Показано, что с момента выклева личинки способны перемещаться по градиенту температур в сторону тепла. При этом наблюдается постепенный рост значений избираемых температур до максимума 25,9°C на 25-е сутки после выклева, который сохраняется в течение первых лет жизни, изменяясь, вероятно, только с наступлением полового созревания. Верхняя летальная температура молоди, измеренная в ходе эксперимента, имела незначительные колебания в диапазоне от 32,0 до 33,7°C, что соответствует максимальным для вида значениям. Таким образом, обладая высокой термотолерантностью, личинки окуня сразу после выклева стараются перейти в воду с повышенными температурами, что максимально ускоряет их рост и развитие.

Ключевые слова: избираемая температура, летальная температура, термопреферендум, личинки

**DYNAMICS OF SELECTED AND LETHAL TEMPERATURE IN JUVENILE PERCH
PERCA FLUVIATILIS L. DURING THE FIRST MONTH OF LIFE**

Smirnov A.K., Smirnova E.S.

*I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok, Yaroslavl reg.,
e-mail: smirnov@ibiw.yaroslavl.ru*

Dynamics of the upper lethal and selected temperatures of juvenile perch during the first month of its life were studied in experimental conditions. It is shown, that larvae can move along the thermal gradient in the heat direction from the moment of hatching. Gradual rise in values of selected temperatures was observed to a maximum of 25,9°C in 25-th day after hatching, this trend is preserved during the first years of life. Probably, it changes only with beginning of maturation. The upper lethal temperature of juvenile perch measured during the experiment fluctuated in the range from 32,0 to 33,7°C. This corresponds to the maximum values for the species. Thus, having high thermal tolerance, perch larvae try to go into the water with higher temperatures immediately after hatching, in order to accelerate own growth and development as much as possible.

Keywords: selected temperature, lethal temperature, thermal preferendum, larvae

Среди большого разнообразия экологических факторов, воздействующих на гидробионтов, температура занимает лидирующее положение. Она определяет успешность нереста и инкубации икры, скорость роста молоди и многое другое. При этом температура непосредственно влияет на скорость химических реакций, протекающих в организме, ускоряя или замедляя обмен веществ, а также опосредованно воздействует на условия жизни гидробионтов (обилие кормовых организмов, содержание в воде растворенного кислорода и множество других менее явных факторов). Важность температуры, как абиотического фактора, воздействующего на все сферы жизнедеятельности молоди рыб, трудно переоценить.

Рыбы, как и большинство других гидробионтов, способны к самопроизвольному выбору оптимальных температурных условий для существования. Это явление имеет место и в природе, и в лабораторных условиях. При наличии в среде температурного градиента рыбы, спустя некоторое время, сосредотачиваются в зоне с определенными

значениями температур. Такие температуры называются «избираемыми» или «предпочитаемыми».

Ранее были исследованы возрастные и сезонные изменения избираемых температур у отдельных видов рыб [2; 7; 8; 9 и др.]. В то же время анализ литературы выявляет определенные несоответствия в динамике избираемых температур в раннем онтогенезе. Так, было показано, что избираемая температура личинок сиговых не меняется на протяжении первых 30 суток [5]. Также установлено, что молодь калифорнийской атерины *Leuresthes sardina* постоянно выбирает один и тот же диапазон температур в течение первых 25–160 дней жизни [9]. В то же время целый ряд других видов рыб, как теплолюбивых (лещ, плотва, окунь, синец и др.), так и холодолюбивых (радужная форель, корюшка и др.) изменяют свои температурные предпочтения по мере развития [2; 7; 8].

Летальные температуры рыб также достаточно хорошо изучены. Ранее было установлено, что величины летальных температур не постоянны и изменяются на протяжении всей жизни организма

[2; 3; 4; 6 и др.]. Однако для многих видов рыб значения летальных температур у молоди, находящейся на ранних стадиях онтогенеза, остаются не выявленными.

Цель настоящей работы заключалась в установлении значений избираемой и летальной температуры у молоди окуня *Perca fluviatilis* L. в течение первого месяца жизни.

Материал и методы исследования

Экспериментальный материал получен путем инкубации икры окуня, взятой из канала п. Борок (прибрежье Рыбинского водохранилища) после естественного нереста окуня в мае 2010 г. На начало эксперимента возраст личинок окуня, считая с момента массового выклева, составлял 7 суток. Средняя длина составляла $5,0 \pm 0,2$ мм. На конец эксперимента средняя длина молоди равнялась $27,6 \pm 1,2$ мм, средняя масса $0,4 \pm 0,05$ г. Было исследовано 70 личинок окуня.

После выклева личинки содержались в аквариуме с проточной водой и температурой $\approx 18^\circ\text{C}$. Далее из этого аквариума набирались выборки для проведения экспериментов по определению избираемых и летальных температур. Молодь в общем аквариуме кормилась два раза в сутки живым зоопланктоном.

Эксперименты проведены в горизонтальной термоградиентной установке, состоящей из прозрачного лотка длиной 320 см, шириной 23 см и высотой 17 см, а также двух камер – нагревательной и охлаждающей, расположенных на противоположных концах лотка. По длине установка разделялась неполными перегородками на 12 отсеков. Для выравнивания температуры воды внутри отсеков, а также для устранения вертикальной стратификации температур в каждом отсеке располагалось по два аэратора. Температурный градиент составлял $15,0^\circ\text{C}$, от $15,0^\circ\text{C}$ в холодном конце лотка до $30,0^\circ\text{C}$ в теплом. Жесткость градиента составляла $0,05^\circ\text{C см}^{-1}$.

В начале эксперимента рыб помещали в отсек установки с температурой, равной температуре их акклимации. Наблюдения за рыбами производились ежедневно пять раз в сутки. При этом записывался номер отсека, в котором располагались особи, их количество и температура воды в отсеке. Личинок в термоградиентной установке кормили живым зоопланктоном два раза в сутки. Попытки посадки рыб в экспериментальную установку предпринимались со дня их массового выклева, однако на протяжении первой недели фактически все личинки погибли (в течение суток) из-за быстрого перемещения в самые теплые отсеки. И только начиная с седьмого дня опыта смертность личинок в установке заметно снизилась.

Исследования летальных температур проводились в плоском кристаллизаторе объемом 2 л. В него помещался нагреватель, а также аэратор, с помощью которого осуществлялось перемешивание и насыщение воды кислородом. Выборку личинок (10 особей) помещали в кристаллизатор с температурой воды, равной температуре в общем аквариуме, и включали нагрев воды со скоростью $\approx 17^\circ\text{C ч}^{-1}$. Отмечались время и температура, при которой личинки переставали реагировать на прикосновение.

На основе полученных данных были рассчитаны средняя суточная избираемая температура и летальная температура личинок окуня. Для статистических расчетов использовался программный пакет Statistica.

Результаты исследования и их обсуждение

Непосредственно после посадки в температурный градиент личинок окуня наблюдалось их интенсивное движение в сторону повышения температуры. В течение первых суток они были отмечены в отсеках с температурами от $17,4$ до $28,8^\circ\text{C}$, при этом средняя избираемая температура составила $22,6^\circ\text{C}$ (рисунок). В дальнейшем на протяжении семи дней наблюдался постепенный линейный рост ($R = 0,98$, $p < 0,05$) значений суточных избираемых температур до $24,7^\circ\text{C}$. По истечении этого периода были отмечены достоверные ($p < 0,05$) колебания средних суточных значений избираемых температур в течение последующих 10 дней. Их диапазон составил около 3°C , от $22,8$ до $26,0^\circ\text{C}$. Начиная с 25-х и по 35-е сутки после выклева (18–28 сутки с начала эксперимента) наступил период стабилизации значений избираемых температур, при этом они незначительно колебались от $25,5$ до $26,3^\circ\text{C}$. В течение этого времени различия между средними суточными значениями избираемых температур были недостоверны ($p > 0,05$).

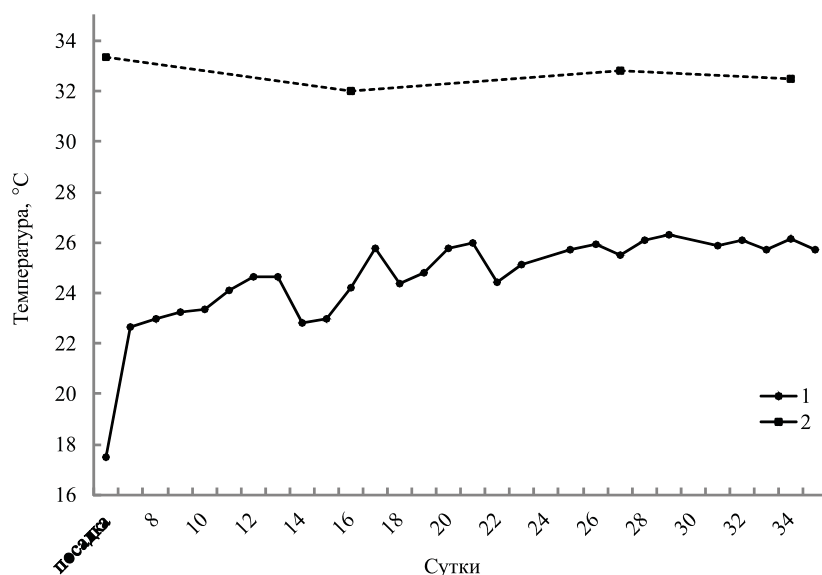
Полученные в эксперименте значения верхних летальных температур молоди окуня были относительно велики и слабо изменялись в течение первого месяца жизни молоди (от $32,0$ до $33,7^\circ\text{C}$) (см. рисунок). При этом небольшие различия, составившие около $1,7^\circ\text{C}$, были достоверны ($p < 0,05$) за исключением двух последних точек.

Полученные данные показывают, что личинки начиная с первых дней после выклева обладают способностью самопроизвольно выбирать определенные температурные условия. Это видно из их стремительного продвижения по градиенту температур из холодных отсеков в самые теплые в течение первых суток после посадки. При этом такое движение носит однонаправленный характер, то есть продолжается до температур, которые приводят к гибели личинок от перегрева. Сходная ситуация была отмечена и на личинках плотвы [1]. На наш взгляд, такое поведение можно объяснить либо конструктивной особенностью термоградиентной установки, вследствие которой личинки не способны вернуться в более прохладные отсеки, либо не полностью развитой системой терморегуляционного поведения у молоди в первые дни после выклева. Только начиная с 7-го дня посадка личинок перестала приводить к их массовой гибели в теплых отсеках.

Ранее проведенные исследования показывают, что конечная избираемая температура у сеголеток окуня достигает

своего максимума в течение первого года жизни и составляет $\approx 26,5^{\circ}\text{C}$ [2]. Полученные в данной работе результаты показывают, что в первые недели жизни личинок происходит постепенный рост предпочитаемых температур до диапазона, присущего молоди данного вида в первые годы жизни. Таким образом, такие температурные предпочтения появляются у молоди очень рано и сохраняются в течение первых лет жизни,

начиная изменяться в сторону снижения, вероятно, с началом полового созревания. Известно, что избираемые температуры половозрелых окуней находятся в диапазоне на $4\text{--}5^{\circ}\text{C}$ ниже [2]. Такая закономерность была также отмечена на целом ряде других видов рыб, молодь которых, как правило, выбирает водную среду с повышенными, по сравнению со взрослыми особями, температурами [2; 7; 8].



Динамика избираемых (1) и летальных (2) температур молоди окуня в течение первого месяца жизни

Как было ранее показано, летальные и избираемые, а также оптимальные для роста и развития температуры у многих видов рыб взаимосвязаны [6]. Анализ полученных в ходе эксперимента данных демонстрирует, что начиная с первых недель жизни у личинок окуня значение верхних летальных температур очень высокое и приближается к максимальному для данного вида (см. рисунок). Так, верхняя летальная температура сеголеток окуня, определенная ранее методом критического термического максимума при скорости нагрева $17^{\circ}\text{C}/\text{ч}$, составила $32,7^{\circ}\text{C}$ [4]. Хотя в данной работе верхние летальные температуры определялись с использованием другого критерия (потеря локомоторной способности, а не отсутствие реакции на прикосновение) они довольно близки. А вследствие небольшого размера и массы личинок, а также относительно невысокой скорости нагрева воды, разница в критериях оценки верхних летальных температур, на наш взгляд, не столь велика.

Таким образом, исходя из полученных результатов, можно заключить, что начиная с момента выклева личинки окуня способ-

ны ориентироваться в градиенте температур и продвигаться по нему в сторону повышения температуры. При этом, вероятно, их терморегуляционное поведение в первые дни жизни еще не полностью сформировано, что приводит к гибели личинок в эксперименте от воздействия высоких температур. Тем не менее в естественных условиях гибели личинок от перегрева не происходит, так как на момент их выклева из икры зоны с верхними летальными значениями температуры воды отсутствуют. Также этому способствует высокая толерантность личинок к теплу, близкая к максимальной термотолерантности для данного вида. В то же время можно предположить о некоей «запрограммированности» личинок на предпочтение максимально прогретых биотопов. Также можно отметить достаточно раннее достижение личинками максимального уровня избираемых температур, присущего для данного вида. В отличие от избираемых, верхние летальные температуры личинок окуня фактически не изменялись на протяжении всего эксперимента и соответствовали значениям таковых для сеголеток и годовиков данного вида.

Заключение

Обобщая вышесказанное, можно сделать вывод, что личинки окуня с момента выклева делают попытки перейти в зоны со значениями температур, близкими к оптимальным для вида. Такая поведенческая реакция позволяет им максимально оптимизировать свой уровень метаболизма и достичь максимальной скорости роста, что может способствовать более раннему переходу к хищничеству. В то же время наблюдаемые в раннем возрасте высокие уровни верхних летальных температур дают им определенный запас термотолерантности. Все это может быть реализовано в естественной среде на мелководных прибрежьях, как наиболее прогреваемых участках водоемов. Не случайно именно на них сосредотачивается молодь большинства видов рыб, так как повышенный температурный фон привлекает сюда и различные кормовые организмы, ускоряя их циклы развития. Также вследствие высоких уровней освещенности на мелководье, как правило, много макрофитов, обеспечивающих молодь массой укрытий и обогащающих воду кислородом.

Список литературы

1. Голованов В.К., Смирнов А.К. Особенности терморегуляционного поведения ранней молоди плотвы *Rutilus rutilus* в термоградиентных условиях // *Вопр. ихтиол.* 2011. – Т. 51, № 4. – С. 551–558.
2. Лапкин В.В., Свирский А.М., Голованов В.К. Возрастная динамика избираемых и летальных температур // *Зоол. журн.* – 1981. – Т. 60, Вып. 12. – С. 1792–1801.
3. Смирнов А.К., Голованов В.К. Сезонная динамика верхних летальных температур у молоди карповых и окуневых видов рыб // *Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. IV (XXVII) Международная конференция, посвященная памяти профессора Л.А. Жакова (1923–2005): сборник материалов. Ч. 2. Вологда, 5–10 декабря 2005 г., Вологда, Россия. – Вологда, 2005. – С. 145–148.*
4. Смирнов А.К., Голованов В.К., Свирский А.М. Верхние летальные температуры леща, плотвы и окуня в различные периоды онтогенеза // *Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: материалы Межд. научн. конф. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2005. – С. 224–228.*
5. Шкорбатов Г.Л. Избираемая температура и фототаксис личинок сегов // *Зоол. журн.* – 1967. – Т. 45, Вып. 10. – С. 1515–1525.
6. Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // *J. Fish. Biol.* – 1981. – Vol. 19. – № 4. – P. 439–455.
7. McCauley K.W., Read A.A. Temperature selection by juvenile and adult yellow perch acclimated to 24°C // *J. Fish. Res. Board. Canada.* – 1973. – Vol. 30. – № 8. – P. 1253–1255.
8. Reutter J.M., Herdendorf C.E. Laboratory estimates of the seasonal final temperature preferenda of some lake Erie fishes // *Proc. 17 th. Conf. Great Lakes Res. Hamilton.* – 1974. – Part 1. *Ann. Arbor, Mich.* 1974. – P. 59–67.
9. Reynolds W. W., Thomson D.A. Responses of young gulf grunion *Leuresthes sardina*, to gradient of temperature, light, turbulence and oxygen // *Copeia.* – 1974. – № 3. – P. 747–758.

References

1. Golovanov V.K., Smirnov A.K. *Vopr. ihtiol.* 2011. T. 51. no. 4. pp. 551–558.
2. Lapkin V.V., Svirskii A.M., Golovanov V.K. *Zool. журн.* 1981. T. 60. Vyp. 12. pp. 1792–1801.
3. Smirnov A.K., Golovanov V.K. *Biologicheskie resursy Belogo morya i vnutrennih vodoemov Evropeiskogo Severa. IV (XXVII) Mejdunarodnaya konferenciya, posvyaschennaya pamyati professora L.A. Jakova (1923–2005).* Sbornik materialov. Chast' 2. Vologda, 5–10 dekabrya 2005 g., Vologda, Rossiya. Vologda, 2005. pp. 145–148.
4. Smirnov A.K., Golovanov V.K., Svirskii A.M. *Aktual'nye problemy ekologicheskoi fiziologii, biohimii i genetiki jivotnyh. Materialy Mejd. nauchn. konf. Saransk: Izd-vo Mordov. un-ta, 2005. pp. 224–228.*
5. Shkorbatov G.L. *Zool. журн.* 1967. T. 45. Vyp. 10. pp. 1515–1525.
6. Jobling M. *J. Fish. Biol.* 1981. Vol. 19. no. 4. pp. 439–455.
7. McCauley K.W., Read A.A. *J. Fish. Res. Board. Canada.* 1973. Vol. 30. no. 8. pp. 1253–1255.
8. Reutter J.M., Herdendorf C.E. *Proc. 17 th. Conf. Great Lakes Res. Hamilton.* 1974. Part 1. *Ann. Arbor, Mich.* 1974. pp. 59–67.
9. Reynolds W. W., Thomson D.A. *Copeia.* 1974. no. 3. pp. 747–758.

Рецензенты:

Герасимов Ю.В., д.б.н., зав. лабораторией экологии рыб ФГБУ «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН», г. Борок;

Терещенко В.Г., д.б.н., с.н.с., гл.н.с. лаборатории эволюционной экологии ФГБУ «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН», г. Борок.

Работа поступила в редакцию 16.10.2012.